REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE, 103 (3): 613-622; septembre 1996

Stigmale Plastronstrukturen, die einigen Diplopoden-Arten eine submerse Lebensweise in kaltem und in fließendem Wasser ermöglichen

Benjamin MESSNER[1], Joachim ADIS[2] & Klaus Peter ZULKA[3]
[1] Zoologisches Institut und Museum, J.S. Bach-Str. 11/12, D-17489 Greifswald, Deutschland;
[2] Max-Planck-Institut für Limnologie, AG Tropenökologie, Postfach 165, D-24302 Plön, Deutschland;
[3] Institut für Zoologie, Althanstr. 14, A-1090 Wien, Österreich.

Stigmal plastron structures which enable some species of Diplopoda to live submersed in cold and running water. - The structure of stigmata and their microtrichia are being compared for the millipides *Polydesmus denticulatus*, *P. (Brachydesmus) superus* (Polydesmidae), *Oxidus gracilis*, *Selminosoma chapmani*, *Mestosoma hylaeicum* (Paradoxomatidae) and *Aphelidesmus* sp. (Platyrhacidae). They enable plastron respiration under water. Flood tolerance is experimentally shown for *M. hylaeicum* and flood resistance for *P. denticulatus* and *P. (B.) superus*.

Key-words: Millipedes - Stigmata - Microtrichia - Plastron - Respiration - Flood tolerance - Flood resistance - Polydesmida - Diplopoda.

EINLEITUNG

Seit den Untersuchungen von MESSNER & ADIS (1988) weiß man, daß die juvenilen und subadulten Stadien des brasilianischen Diplopoden *Gonographis adisi* (Pyrgodesmidae) den jährlich wiederkehrenden Flutpuls des Amazonas submers langzeitig überdauern, weil sie unter einer kutikulären Sekretschicht einen körperumfassenden, dünnen Luftfilm (= Plastron) zu halten vermögen, ähnlich wie es einige Milben mit ihrem Cerotegument können (MESSNER *et al.* 1992).

Inzwischen sind weitere Diplopoden-Arten bekannt geworden, die von kaltem Wasser überflutet, bis zu 75 Tage überleben können (ZULKA 1989, 1991, 1993) sowie in kaltem Höhlenwasser (HOFFMAN 1977/78) oder in schnell fließenden, flachgründigen Bächen langfristig oder gar permanent submers leben können (STAUDER 1990).

Manuskript angenommen am 25.07.1995.

Da in keinem der o.g. Fälle eine funktionsmorphologische Untersuchung über die Diplopoden existiert, sollen erste rasterelektronenmikroskopische Ergebnisse dazu vorgelegt werden.

MATERIAL UND METHODEN

Adulti und Subadulti (Stad. VII: 16 Beinpaare) von *Polydesmus denticulatus* C.L. Koch, 1847 (Polydesmidae; Länge: 12-16 mm) und ein Männchen von *Polydesmus (Brachydesmus) superus* (Latzel, 1884) (Polydesmidae; Länge: 6,5-10 mm), waren in den Jahren 1986-1989 manuell oder in Barberfallen im WWF-Schutzgebiet Marchauen, nördlich von Marchegg (Österreich) von K.P. Zulka gefangen worden. Zur Messung der Überflutungstoleranz wurden 20 bzw. 10 Tiere einzeln in ein Plastikdöschen gesetzt, dessen Boden mit Sand ausgefüllt war. Das Döschen wurde mit Gaze geschlossen und mit Wasser von verschiedener Temperatur im Aquarium überflutet. Luftblasen in den Döschen wurden mit einer Pipette abgesaugt. Das Aquarium wurde mit einer Aquarienpumpe belüftet und umgewälzt. Die Döschen wurden alle 2 Tage kontrolliert. Der Versuch wurde für das jeweilige Tier als beendet gewertet, wenn es aufgequollen und damit bewegungsunfähig war.



Abb. 1

Polydesmus superus ♂. Stigmen auf dem 4. Körperring. 420:1. Foto: B. Messner.

Oxidus gracilis (Koch) (Paradoxomatidae; Länge 20-22 mm) wurde in einem schnell fließenden Bach (Fließgeschwindigkeit ca 0,5 m/s) auf der Insel Madeira unter Steinen gesammelt (Stauder 1990) bzw. entstammt einer Aufsammlung von R.L. Hoffman (Martinsville/U.S.A.) aus Tifton (Georgia/U.S.A.).

Selminosoma chapmani Hoffman 1977/78 (Paradoxomatidae; max. Länge: 22,5 mm) stellte uns R. Hoffman aus der Aufsammlung von Herrn Chapman aus Tümpeln der Höhle Selminum Tem von Papua Neu Guinea zur Verfügung.

Der Aufsammlung von J. Adis aus dem Überschwemmungsgebiet des Amazonas-Solimões der Jahre 1982, 1987/88 und 1993 entstammen Adulti, Subadulti und Juvenile (Stadium VI: 15 Beinpaare) von *Mestosoma hylaeicum* Jeekel, 1963 (Paradoxomatidae; max. Länge: 32 mm) und *Aphelidesmus* sp. (Platyrhacidae; max. Länge: 40 mm). Beide Arten sind bei Hochwasser auf Baumstämmen über dem Wasserspiegel, *M. hylaeicum* sogar im Kronenraum zu finden, nicht aber submers (Adis 1992; Adis & Messner 1997).

Tauchversuche mit *M. hylaeicum* wurden von J. Adis in Aquarien bei verschiedenen Wassertemperaturen im Labor durchgeführt. Zur Ermittlung der maximalen Tauchzeit wurden die Tiere einzeln in aufklappbaren Metallgazesieben (Durch-



Abb. 2

Polydesmus superus ♂, vorderes Stigma und kolbenförmige Mikrotrichien des 5. Körperringes. 2850:1; Foto: B. Messner.

messer 5 bzw. 6 cm, Maschenweite 0,6 mm) in unbelüftetem bzw. belüftetem Wasser (Aquarienpumpe) abgetaucht. Die Überlebensrate der Versuchstiere wurde 48 Stunden nach Beendigung des jeweiligen Tauchversuches unter Haltungsbedingungen im Klimaschrank (24 °C, auf Erde) ermittelt.

Für die rasterelektronenmikroskopische Untersuchung wurden nur in Alkohol fixierte Tiere verwendet. Die zarteren subadulten bzw. juvenilen Tiere wurden kritisch-punktgetrocknet und die Adulti luftgetrocknet. Alle Tiere wurden mit Nagellack auf Metallblöcke geklebt und in Argon- bzw. Stichstoffatmosphäre mit Gold bedampft.

Die Untersuchung erfolgte mit dem Rasterelektronenmikroskop vom Typ Tesla 3000 (CSR) bzw. Zeiss Nanolab 7 im elektronen-mikroskopischen Laboratorium des Fachgebietes Biologie in Greifswald bzw. im Max-Planck-Institut für Limnologie in Plön.

ERGEBNISSE

Erste Lebendbeobachtungen an den heimischen Diplopoden *Polydesmus denticulatus* und *P. superus* von Zulka (1991, 1993) sowie an der amazonischen Art *M. hylaeicum* von J. Adis (unveröff.) zeigten, daß allein die Stigmenöffnungen



Abb. 3

Oxidus gracilis, Stigmen des 4. Körperringes. 570:1; Foto: B. Messner.

hydrophob und damit in der Lage sind, eine Luftblase eine gewisse Zeit zu halten. Andere Strukturen auf den Tergitflächen, wie kutikuläre Pusteln oder wabenartige Vertiefungen, scheinen ohne Einfluß auf eine Plastronbildung zu sein.

Die Stigmen von *Polydesmus denticulatus* und *P. (B.) superus* befinden sich in einem von der oberen Sternitfläche leicht überwölbten Feld an dessen Basis, unmittelbar an den Coxen. Sie erheben sich halbkugelförmig aus der Fläche (Abb. 1). Nach EISENBEIS & WICHARD (1985) besteht die *eingesenkte* Artriumwand der Stigmenöffnung aus einem kultikulären Gitter oder Netz, dem aber noch kleine, kolbenförmige Mikrotrichien - relativ dicht stehend - aufgesetzt sind (Abb. 2).

Bei *Oxidus gracilis* sind die beiden Stigmen jedes Doppel-Segments unterschiedlich groß und von einem wulstigen Rand umgeben. Das große, vordere Stigma ist langoval. 2/3 seiner Fläche erhebt sich deutlich über das Coxalfeld und fällt mit einem weiteren Drittel zungenförmig nach craniad hin ab (Abb. 3). Das 2. Stigma ist kleiner und rund. In beiden ist die Atriumwand so weit nach oben *vorgewölbt*, daß eine schlitzförmige Öffnung, die in das Tracheensystem führt, übrigbleibt. Die vorgewölbte Atriumwand ist von dichtstehenden, borstenförmigen Mikrotrichien besetzt.

Die Stigmen des Höhlendiplopoden *Selminosoma chapmani* bezeichnete schon der Erstbeschreiber (HOFFMAN 1977/78) als auffallend große, halbkugelige Gebilde, die von einem Ringwall umgeben werden. Das erste Stigma jedes Segments ist



ABB. 4

Selminosoma chapmani, Stigmen des 3. Körperringes. 230: 1; Foto: B. Messner.

deutlich größer als das zweite. Die mit einem dichten Mikrotrichienfeld besetzte Atriumwand ist halbkugelförmig, weit über den Stigmenrand nach außen vorgewölbt und läßt nur noch einen nach craniad eingesenkten Stigmenschlitz erkennen (Abb. 4 & 5). Die borstenförmigen Mikrotrichien sind apikal vielspitzig aufgezipfelt, so daß der haarige Besatz noch dichter erscheint.



Abb. 5

Selminosoma chapmani, vorderes Stigma des 3. Körperringes. 570:1; Foto: B. Messner.

Die Ausbildung der Stigmen der beiden brasilianischen Diplopodenarten *Mestosoma hylaeicum* (Abb. 6) und *Aphelidesmus* sp. ist mit der von *Oxidus gracilis* und *Selminosoma chapmani* vergleichbar: die Stigmen werden in gleicher Weise von der Mikrotrichien tragenden Atriumwand bis auf einen craniaten Schlitz ausgefüllt; die Atriumwand wölbt sich deutlich - aber nicht so stark wie bei *Selminosoma chapmani* - über den wulstigen Stigmenrand. Die borstenförmigen Mikrotrichien von *Aphelidesmus* sp. sind in der Mehrzahl ein-, selten zweizipfelig (Abb. 7) und die von *Mestosoma hylaeicum* vielspitzig aufgezipfelt (Abb. 8).

DISKUSSION

Bei verschiedenen Tracheatengruppen (Diplopoden, Chilopoden und Insekten (Thysanoptera) besteht die Artriumwand der Stigmenöffnungen aus einem kutikulären Gitter oder filigranen Netz, dem noch kolben- oder pilzförmige Zapfen aufgesetzt sein können (Adis & Messner 1997, Adis, Barbieri & Minelli unveröff.,



ABB. 6

Mestosoma hylaeicum ♂, Stigmen auf dem 5. Körperring. 190:1; Foto: J. Adis.

EISENBEIS & WICHARD 1985, MORITZ 1985). Diesen kutikulären Sperrvorrichtungen wird in der Regel eine Schutzfunktion vor eindringenden Fremdkörpern, seltener vor eindringendem Wasser zugeschrieben (HOPKIN & READ 1992, MORITZ 1985).

Aber schon die Tauchexperimente mit den Diplopodenarten *Polydesmus denticulatus* und *P. (Brachydesmus) superus* in verschieden temperiertem Wasser machen deutlich, daß die mit kolbenförmigen Zapfen teilversperrten Stigmen in 4 bzw. 9 °C kaltem Wasser bereits eine Überflutungsresistenz von 50-75 Tagen ermöglichen (ZULKA 1991, 1993).

Je niedriger die Wassertemperatur, desto höher ist die O_2-Bindung, d.h. bei erniedrigtem Stoffwechsel und gleichzeitig erhöhtem O_2-Gehalt des Wassers kommt es zu einer deutlich verlängerten Tauchzeit:

Der amazonische Diplopode Mestosoma hylaeicum, der selbst nicht taucht, hat eine experimentelle Tauchtoleranz
ohne Belüftung von
6-8 Std. bei 25 °C (ca. 2,0 mg O_2/l), 12-18 Std. bei 20 °C (ca. 4,0 mg O_2/l), 42-48 Std. bei 15 °C (ca. 5,4 mg O_2/l)
und mit Belüftung von
24-26 Std. bei 25 °C (> 6,5 mg O_2/l), 48-72 Std. bei 20 °C (> 6,6 mg O_2/l), 144-168 Std. bei 15 °C (>7,9 mg O_2/l).

In die Gruppe der Diplopoden, die bei höheren Temperaturen ein Überfluten nur kurzzeitig, aber bei niederen Temperaturen langzeitig tolerieren, gehören weiterhin die bisher nur atemphysiologisch untersuchten Arten *Rhinocricus padbergi* (PENTEADO & MENDES 1977, 1978), *Pachydesmus crassicutis* und *Oethoporus texicoleus* (STEWART & WOODRING 1973) sowie *Spirostrephus asthenes* (DWARAKANATH & JOB 1974; vgl. auch HOPKIN & READ 1992).

Wird nun die große Zahl von Stigmen wie bei *Oxidus gracilis* und *Selminosoma chapmani* durch eine mit Mikrotrichien besetzten und z. T. vorgewölbten Atriumwand zwar verengt, aber ihr Luftraum durch die wahrscheinlich hydrophoben (HOFFMAN 1977/78) Mikrotrichien nach außen hin als Plastron vergrößert, so ist submers eine größere Fläche für den Gasaustausch vorhanden und in fließendem Wasser sogar ein Luftblasenfang im Unterdruckbereich des angeströmten Tieres oder eines angeströmten Steines möglich (vgl. MESSNER *et al.* 1981, STRIDE 1953, 1958).

Diese funktionsmorphologische Gegebenheit einer plastronartigen Erweiterung der vielen stigmalen Flächen an einem Tier ergibt bei den Diplopodenarten *Oxidus gracilis* und *Selminosoma chapmani* eine positive Korrelation zu der zunächst unverstandenen Tauchfreudigkeit bzw. dem ungewöhnlichen submersen Aufenthaltsort dieser beiden Arten (HOFFMAN 1977/78, Stauder, schriftl. Mitt.).

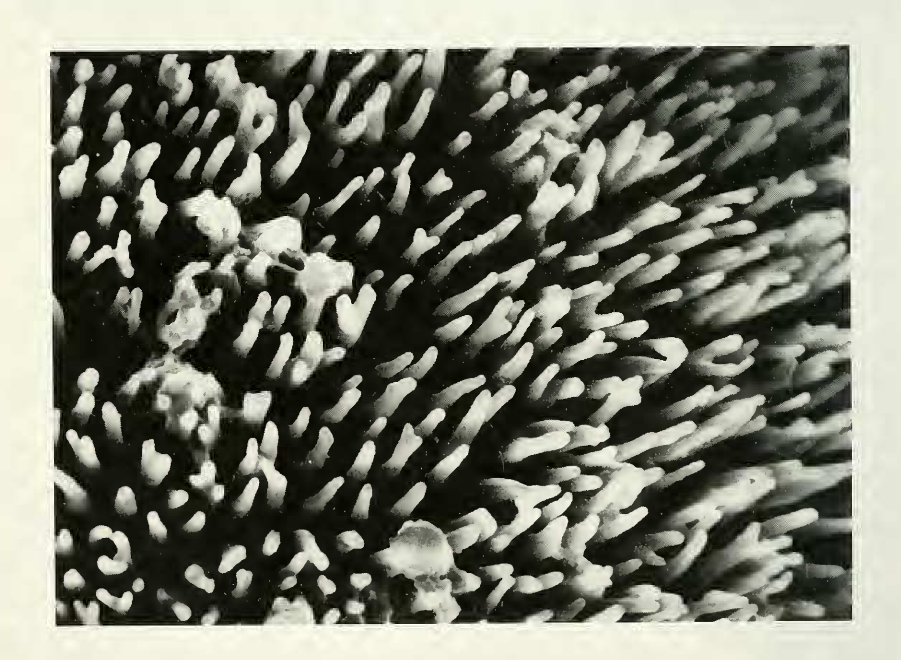


ABB. 7

Aphelidesmus sp. ♀, borstenförmige Mikrotrichien auf dem vorderen Stigma des 3. Körperringes. 4550:1; Foto B. Messner.

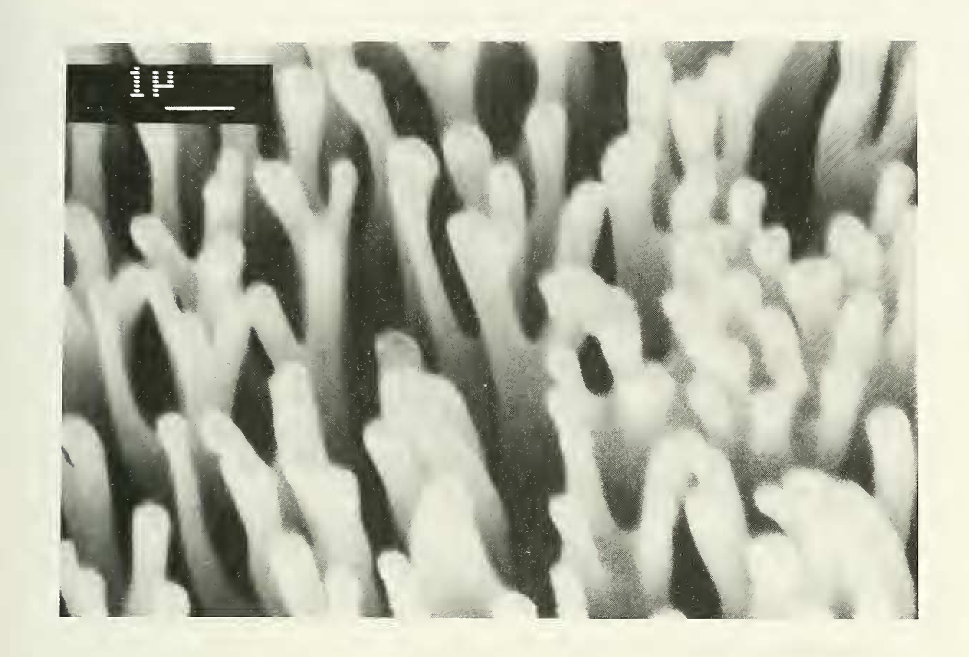


ABB. 8

Mestosoma hylaeicum, ♂, borstenförmige Mikrotrichien auf dem vorderen Stigma des 4. Körperringes. 7530:1: Foto: J. Adis.

Lebendbeobachtungen zu den letztgenannten Arten im submersen Zustand stehen noch aus und sollten baldmöglichst nachgeholt werden.

Warum die nahezu gleich strukturierten Stigmen bei der amazonischen Diplopodenart *Mestosoma hylaeicum*, im Vergleich mit *Selminosoma chapmani*, zu keinem submersen Flucht- oder gar Tauchverhalten geführt hat, ist noch ungeklärt. Es mag aber vielleicht daran liegen, daß die hohe Wassertemperatur (>28 °C an der Oberfläche; vgl. SIOLI 1984) und demgemäß der Löslichkeitsdruck des Sauerstoffs zu niedrig liegt bzw. die Tiere selbst zu groß sind und somit ihre Stoffwechselrate zu hoch ist, um einen stabilen submersen Aufenthalt energetisch überhaupt zu ermöglichen.

DANK

Frau Susanne Hamann (Plön) und den Herren E. & H. Fischer (Greifswald) danken wir herzlich für die gute Aufnahmetechnik.

LITERATUR

ADIS, J. 1992. On the survival strategy of *Mestosoma hylaeicum* Jeekel (Paradoxomatidae, Polydesmida, Diplopoda), a millipede from Central Amazonian floodplains. (Proceedings 8th International Congress of Myriapodology, Innsbruck). *Berichte des Naturwisenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck, Suppl.* 10: 183-187.

ADIS, J & B. MESSNER. 1997. Adaptations to life under water: tiger beetles and millipedes. In: Junk, W.J. (Hrsg.): The Central-Amazon floodplain: ecology of a pulsing system. Ecological Studies. *Springer, Heidelberg:* im Druck.

DWARAKANATH, S. K. & S. V. JOB. 1974. The effect of aqueous submersion on respiration in the millipede *Spirostreptus asthenes* (Pokock). *Monitore Zoologico Italiano* (N.S.) 8: 11-18.

EISENBEIS, G. & W. WICHARD. 1985. Atlas zur Biologie der Bodenarthropoden. *Stuttgart, New York*, 434 S.

HOFFMAN, R.L. 1977/78. Diplopoda from Papua Caves (Zoological results of the British Speleological Expedition to Papua-New Guinea, 1975, 4). *Interantional Journal of Speleology* 9: 281-307.

HOPKIN, S.P. & H. READ. 1992. The biology of millipedes. *Oxford Univ. Press, Oxford*, 233 S.

MESSNER, B. & J. ADIS. 1988. Die Plastronstrukturen der bisher einzigen submers lebenden Diplopodenart *Gonographis adisi* Hoffman 1985 (Pyrgodesmidae, Diplopoda). *Zoologische Jahrbücher - Anatomie und Ontogenie der Tiere* 117: 277-290.

MESSNER, B., J. ADIS & E. F. RIBEIRO. 1992. Eine vergleichende Untersuchung über die Plastronstrukturen bei Milben (Acari). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, N.F. 39: 159-176.

MESSNER, B., A. LUNK, I. GROTH, H. J. SUBKLEW & D. TASCHENBERGER 1981. Neue Befunde zum Atmungssystem der Grundwanze *Aphelocheirus aestivalis* (Heteroptera, Hydrocorisae) I. Imagines. *Zoologische Jahrbücher - Anatomie und Ontogenie der Tiere* 105: 474-496.

MORITZ, G. 1985. Mikromorphologische Chitinstrukturen als Plastronbildner bei terrestrisch lebenden Thysanopteren (Insecta). *Biologische Rundschau* 23: 161-170.

PENTEADO, C.H.S. & E. G. MENDES. 1977. Respiratory metabolism and tolerance in a tropical millipede, *Rhinocricus padbergi* Verhoeff, 1938. I. The structure of the tracheal pocket and the respiratory rate at normoxic conditions and 25 °C. *Revista Brasileira de Biologia* 37: 431-446.

PENTEADO, C.H.S & E.G. MENDES 1978. Respiratory metabolism and tolerance in a tropical millipede, *Rhinocricus padbergi* Verhoeff, 1938. II. The responses to declining oxygen tensions and submersion in water. *Revista Brasileira de Biologia* 38: 851-862.

SIOLI, H. 1984. The Amazon - Limnology and landscape ecolog of a mighty tropical river and its basin. *W. Junk, Dordrecht*, 763 S.

STAUDER, A. 1990. Untersuchungen des Makrozoobenthos in einem Bach auf Madeira mit zoogeographischen Aspekten. *Diplomarbeit, Freiburg/Breisgau*, 141 S.

STEWART, T.C. & J. P. WOODRING 1973. Anatomical and physiological studies of water balance in the millipedes *Pachydesmus crassicutis* (Polydesmida) and *Orthoporus texicolens* (Spirobolida). *Comparative Biochemystry and Physiology* 44 A: 735-750.

STRIDE, G.O. 1953. The respiratory bubble of the aquatic beetle *Potamodytes tuberosus* Hinton. *Nature* 171: 885-886.

STRIDE, G.O. 1958. The application of a BERNOULLI equation to problem of insect respiration. *Proceedings of the 10th International Congress of Entomology* 2: 335-336.

ZULKA, K.P. 1989. Einfluß der Hochwasser auf die epigäische Arthropodenfauna im Überschwemmungsbereich der March (Niederösterreich). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* 7: 74-75.

ZULKA, K.P. 1991. Überflutung als ökologischer Faktor: Verteilung, Phänologie und Anpassung der Diplopoden, Lithobiomorpha und Isopoda in den Flußauen der March. *Dissertation, Wien/Österreich*, 65 S.

ZULKA, K.P. 1993. Submersion tolerance of some diplopod species. *Abstracts 9th International Congress of Myriapodology, Paris:* 95.